УДК 595.771

З. Л. Берест

ОБЗОР НАДРОДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ НАДТРИБЫ MICROMYIDI (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE) С УСТАНОВЛЕНИЕМ НОВОЙ ТРИБЫ BRYOMYINI

После установления В. Клеезаттелем (*Kleesattel,* 1979) трибы Peromyini и восстановления им трибы Campylomyzini в трибе Micromyini осталась весьма гетерогенная группа родов, которую можно разделить по крайней мере на три более или менее гомогенных группы. Представители одной из этих групп имеют довольно крупный андриум; удлиненно-сферический тегмен; апикально расширенные, терминально закругленные, довольно крупные стили, без терминального зубца или шипа; кокситы, как правило, короткие и толстые; стилет эдеагуса в проксимальной части в виде хорошо склеротизованной палочки, дистально раздвоен, иногда слабо склеротизован, либо редуцирован; IX тергит крупный, более или менее прямоугольный, полулунный или трапециевидный; у самок на члениках усиков по две округлые с латеральным выростом или разветвленные сенсории; две округлые сперматеки. Основным признаком группы является несколько уплощенное, покрытое кутикулярными образованиями тело личинок — признак впервые появляющийся в подсемействе. В составе группы: роды *Bryomyia* Kieff., *Heterogenella* Mam., *Skuhraviana* Mam., *Cervuatina* gen. n. (описание приведено ниже).

Строение личинок указывает на значительные отличия как в образе жизни, так и в морфологии галлиц группы от других представителей трибы Micromyini. Слегка уплощенное, с кутикулярными образованиями тело позволяет им переносить периодическое подсыхание подстилки и свободно передвигаться в мелких щелевидных пространствах между слоями подстилки или под корой деревьев — местах обитания, недоступных личинкам с веретеновидным телом (Мамаев, 1969). Таким образом, у личинок выделяемой трибы наблюдается качественный скачок, позволяющий значительно расширить спектр мест обитания. Комплекс личиночных признаков дает основание для выделения рассматриваемой группы в самостоятельную трибу, хотя имагинальные признаки — жилкование, расположение пор и др.— аналогичны признакам галлиц трибы Micromyini.

Bryomyini Berest, trib. n.

Самец (имаго). Усики 2+12-члениковые, с явственными стебельками. Узелки члеников усиков цилиндрические или более или менее округлые, с зубчатыми венчиками или без, дистально на узелках расположены простые или ветвящиеся сенсории. Глазков 3. Глазной мост шириной в 3—4 фасетки. Щупики 3—4-члениковые, 2-й—4-й членики удлиненные, щупики с широкими чешуйками.

Крылья с костальной жилкой, заходящей за уровень R_5 на значительное расстояние. R_5 впадает в вершину крыла. R_1 длиннее Rs. Перерыв в утолщении края крыла есть. M_{1+2} простая. Развилок M_{3+4} — Cu остроугольный, хорошо выражен. Пора 5 на r — m.

Лапки 5-члениковые, покрыты щетинками и чешуйками. Коготки изогнутые. Эмподий короче коготков.

Кокситы, как правило, короткие и толстые. Стили относительно крупные, апикально расширены, широко закруглены, без шипа на конце. Тегмен удлиненно-сферический, базально широкий. IX тергит крупный, прямоугольный или трапециевидный, иногда проксимальные углы

оттянуты, и он выглядит полулунным. На верхней стенке субанальной полости расположены поля темных, коротких шипиков, либо шипики светлые, слабозаметные или отсутствуют. Стилет эдеагуса в проксимальной части хорошо склеротизован, в дистальной части раздвоен, отчетливо виден или слабозаметен, иногда редуцирован.

Самка (имаго). Усики 2+8-члениковые, стебельки короткие, слабо выраженные. Каждый узелок членика усиков с 2 разветвленными, либо округлыми, с удлиненным латеральным отростком сенсориями, либо каждая исходит из одной крупной поры. Сперматеки 2, округлые, полностью хорошо склеротизованные, либо склеротизован лишь их наружный край. Остальные признаки как у самца.

Личинка. Тело несколько уплощенное, с дорсальной и латеральной сторон густо покрыто различными кутикулярными образованиями. Головная капсула удлиненная, напоминает конус со срезанной вершиной, относительно хорошо склеротизована, полностью развита как с дорсальной, так и с вентральной стороны, задний край четко очерчен, округлый. Передние тенториальные стержни слабые. Задние тенториальные стержни хорошо развиты, соединены на конце поперечным стержнем. Лопаточка трехзубчатая, головка хорошо развита, рукоятка короткая или неразвита. На первых 7 брюшных сегментах тела расположены по 4 передних вентральных папиллы и по 4 задних вентральных папиллы, образующие один ряд. Последний сегмент тела конусовидный, обрубленный на конце. Анальная щель расположена на конце сегмента. Дыхальца хорошо развиты.

Представители трибы развиваются в почве, подстилке и гниющей древесине, причем личинки родов *Skuhraviana* Mam. и *Heterogenella* Mam. найдены только в гниющей древесине. Триба распространена во всей Голарктике.

В надтрибе Micromyidi триба Bryomyini занимает место среди триб, имеющих апоморфные признаки — у ее представителей хорошо развит покров из широких чешуек не только на лапках, но и на щупиках, наблюдается тенденция к укорочению эмподия и к редукции стилета эдеагуса, а также уменьшение размеров тела.

Рассматриваемая триба имеет ряд общих личиночных признаков с галлицами трибы Peromyini, но представители второй трибы более специализированы. Однако у галлиц трибы Peromyini пора 5 на R_5, а у Bryomyini — на r — m. Образование кутикулярных структур у личинок рода *Acoenonia* Pr. вызваны обитанием в аналогичных условиях, а не близким родством трибам Bryomyini и Peromyini.

Определительная таблица родов трибы Bryomyini (имаго, самцы)

1 (6). Верхняя стенка субанальной полости с парой пятен коротких, темных шипиков.
2 (3). Стилет эдеагуса хорошо склеротизован на всем протяжении, дистально раздвоен, переходит в два разветвленных отростка. Кокситы стройные; стили относительно небольшие . . . . *Gervuatina* gen. n.
3 (2). Стилет эдеагуса хорошо склеротизован лишь в базальной части или слабо склеротизован, или редуцирован. Кокситы короткие, толстые, стили крупные.
4 (5). Узелки члеников усиков с хорошо выраженными зубчатыми венчиками и двумя короткими, игловидными, иногда ветвящимися сенсориями . . . . *Heterogenella* Mam.
5 (4). Узелки члеников усиков без зубчатых венчиков, с двумя двуветвистыми, длинными сенсориями . . . . *Skuhraviana* Mam.
6 (1). Верхняя стенка субанальной полости без темных шипиков, иногда видны мелкие, светлые шипики. Стилет эдеагуса хорошо склеротизован, проксимально развит в виде палочки, дистально переходит в два менее склеротизованных тяжа, иногда образующих петлю . . . . *Bryomyia* Kieff.

Bryomyia Kieffer, 1895 : 78

Типовой вид *Bryomyia bergrothi* Kieffer, 1895 : 78.

Род *Bryomyia* Kieff. является наименее специализированным среди родов трибы и имеет ряд плезиоморфных признаков: хорошо разви-

тый стилет эдеагуса, более крупные размеры тела. В связи с этим можно рассматривать в качестве наиболее рано возникшего рода трибы. Род содержит две достаточно хорошо очерченных группы видов, выделяемых на основании строения генитального аппарата самца в два подрода: *Tomonomyia* subgen. n. и *Bryomyia* Kieff.

Tomonomyia Berest, subgen. n.

Типовой вид *Bryomyia gibbosa* Felt, 1907 : 100.

Самец (имаго). Усики 2+12(14)-члениковые, с явственными стебельками. Узелки члеников субцилиндрические, с 1 кругом щетинок и с 1—3 полными и 3—1 неполными зубчатыми венчиками; дистально на узелках — сенсории или сенсорные шипики, а также 1 круг сенсорных волосков.

Кокситы короткие и толстые. Стили крупные, относительно длинные, апикально широко закруглены, без зубца, с прозрачной лезвиеподобной латеральной пластинкой. Стилет эдеагуса базально в виде короткой сильно склеротизованной палочки и отходящих от нее двух менее склеротизованных тяжей, образующих длинную петлю. Субанальная пластинка не выражена. IX тергит более или менее прямоугольный, закрывает почти весь андриум. Тегмен дистально мембранозный, базилатерально склеротизован, с выростами на каждой стороне.

Самка. Усики 2+9(11)-члениковые, стебельки явственные; кроме 2 базальных кругов, 1 дистальный круг сенсорных волосков, далее 2 ветвящиеся сенсории, исходящие из 1 крупной поры. Сперматеки 2, округлые, слабо склеротизованные. Остальное как у самца.

Определительная таблица подродов рода Bryomyia Kieff (имаго, самцы)

1(2). Стилет эдеагуса состоит из сильно склеротизованной короткой палочки и отходящих от него двух менее склеротизованных тяжей, образующих длинную петлю. Стили длинные, прямые, с прозрачной лезвиеподобной латеральной пластиной. Субанальная пластинка не выражена. IX тергит более или менее прямоугольный, закрывает почти весь андриум . . . . *Tomonomyia* subgen. n.

2(1). Стилет эдеагуса состоит из сильно склеротизованной проксимально заостренной, дистально расширенной палочки, переходящей в два светлых склеротизованных тяжа. Стили относительно короткие, изогнутые, без лезвиеподобной прозрачной латеральной пластинки. Субанальная пластинка хорошо выражена. IX тергит полулунный . . . . *Bryomyia* Kieff.

Представители второго подрода, по нашему мнению, являются более молодой группой. Это утверждение основано на анализе имагинальных признаков: генитальный аппарат самца менее крупный, тело меньших размеров, сенсории на члениках усиков самки более дифференцированы, стилет эдеагуса менее развит и др.

Heterogenella Mamaev, 1963 : 440

Типовой вид *Heterogenella hibrida* Mamaev, 1963 : 440.

Стилет эдеагуса у представителей рода по описанию, сделанному Ю. Юкавой (Yukawa, 1971), имеет более или менее склеротизованный базальный стержень и дистальные, едва пигментированные тяжи или петли. Такое строение стилета эдеагуса сближает представителей рода *Heterogenella* Mam. и *Bryomyia* Kieff. Признаком, по которому указанные роды хорошо отличаются, является наличие у *Heterogenella* Mam. полей темных шипиков на верхней стенке субанальной полости. По отношению к *Bryomyia* Kieff. представители рода имеют ряд апоморфий — менее склеротизованный стилет эдеагуса и поля шипиков. Однако эмподий у видов рода развит, хотя и несколько короче коготков. Самки имеют на члениках усиков разветвленные сенсории, что сближает их с самками *Bryomyia* (*Tomonomyia*) *gibbosa* Felt.

Skuhraviana Mamaev, 1963 : 439

Типовый вид *Skuhraviana triangulifera* Mamaev, 1963 : 440.

Причисление рода *Skuhraviana* к трибе Peromyini ошибочно и основано лишь на подобии узелков члеников усиков самцов и отсутствии на них зубчатых венчиков. Однако исчезновение зубчатых венчиков и тенденция к формированию округлых члеников усиков наблюдается и в других родах надтрибы. Более оправдано положение рода *Skuhraviana* Mam. среди родов трибы Bryomyini: генитальный аппарат самца имеет короткие и толстые кокситы, крупные стили, хорошо выражены поля темных шипиков на верхней стенке субанальной полости. Самки рода имеют аналогичные самкам подрода *Bryomyia* (род *Bryomyia* Kieff.) сенсории, округлые в базальной части и с длинными латеральными отростками, сенсории у обоих полов расположены по 2 на каждом членике усиков, исходят из одной крупной поры.

По описанию, приведенному Б. М. Мамаевым и Н. П. Кривошеиной (1965), личинки родов *Bryomyia* Kieff. и *Skuhraviana* Mam. имеют ряд общих признаков: задние концы задних тенториальных стержней соединены поперечным стерженьком, на первых 7 брюшных сегментах тела расположено по 4 передних и по 4 задних вентральных папиллы. Эти признаки противопоставляют личинок указанных родов личинкам рода *Peromyia* Kieff.

На основании вышеизложенного, род *Skuhraviana* Mam. переносится в трибу Bryomyini, среди представителей которой он имеет апоморфный комплекс признаков.

При просмотре типового экземпляра *Bryomyia cambrica* Edw. была обнаружена оторванная при монтировке часть стенки субанальной полости с полями шипиков, которая смонтирована на препарате рядом с брюшком и IX тергитом. Просмотр экземпляров, любезно предоставленных для изучения Вашингтонским национальным музеем, подтвердил наличие шипиков у американских представителей рода. Форма IX тергита также отличается от формы тергита *Bryomyia* Kieff. и наиболее близка к форме IX тергита у *Heterogenella* Mam. Стилет эдеагуса, однако, представлен у них образованием, не имеющим аналогов у представителей трибы. Поскольку стилет эдеагуса является одной из основных структур эдеагального комплекса, и его структура у известных представителей родов надтрибы Micromyidi фиксирована, а также на основании отличий в строении кокситов и стилей *B. cambrica* Edw. выделена в особый род.

Cervuatina Berest, gen. n.

Типовой вид *Bryomyia cambrica* Edwards, 1938 : 210.

Самец (имаго). Усики 2+12-члениковые. 1-й базальный членик несколько больше 2-го. Стебельки члеников усиков длинные, узелки с базальным кругом щетинок, 1 полным и 3 неполными зубчатыми венчиками, дистально — с простыми и двуветвистыми сенсориями и сенсорными шипиками. Терминальный членик конусовидный, с несколько оттянутой вершиной. Щупики 3—4-члениковые, терминальный членик самый длинный. Глазной мост шириной в 3 фасетки. Крылья с костальной жилкой, далеко заходящей за R_5, далее — хорошо выраженный перерыв в утолщении края крыла. R_1 более чем в 3 раза длиннее Rs. M_{1+2} слабая, но прослеживается на всем протяжении. Развилок M_{3+4} — Cu остроугольный.

1-й членик лапок приблизительно вдвое длиннее 2-го, членики с чешуйками. Коготки сильно изогнуты, эмподий равен половине длины коготков, слабозаметный.

Кокситы довольно длинные и стройные, петля кокситов мощная, посередине вогнутая. Стили овальные, относительно небольшие, апи-

кально несколько расширены, широко закруглены. Стилет эдеагуса хорошо склеротизован, дистально раздвоен, его отростки ветвятся. Корни тегмена узкие, хорошо склеротизованы. Церки крупные. Поля темных шипиков продолговатые, IX тергит крупный, трапециевидный, с вырезкой на дистальном крае.

Самка неизвестна.

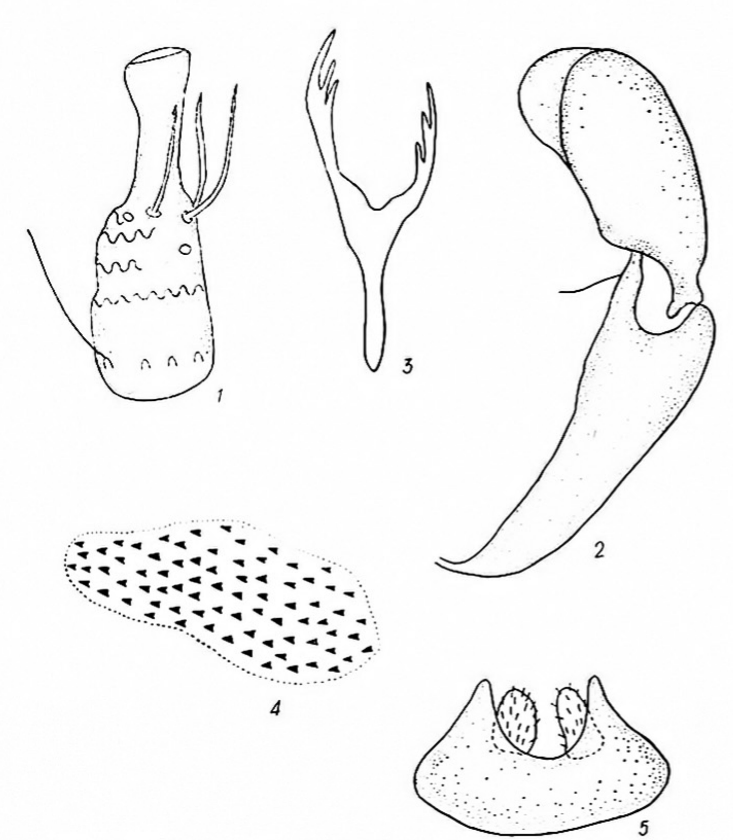
Примечание. Известен 1 вид — *C. cambrica* (Edw.). Экземпляры, собранные в Северной Америке, принадлежат к этому же роду, вид требует уточнения.

Род стоит в трибе несколько особняком, так как структура стилета эдеагуса сильно отличается от аналогичных структур в других родах трибы. Однако представители рода имеют некоторые признаки, сближающие род с подродом *Bryomyia* Kieff. Несомненно, что род *Cervuatina* gen. n. отдифференцировался от общего ствола довольно рано, так как имеет плезиоморфный признак — хорошо развитый стилет эдеагуса. Ниже приводится переописание *C. cambrica* Edw., в связи с тем, что описание, сделанное Эдвардсом (Edwards, 1938), короткое и не отражает всех признаков вида.

Cervuatina cambrica Edw., comb. n.

Голотип ♂ с этикеткой Llangattock, Brecon, X. 1937 (British Museum N. H.).

Усики 2+12-члениковые, длиной около 0,96 мм (на препарате несколько усохшие, сморщившиеся). Длина 1-го базального членика 60, 2-го — 50 мкм. Длина 1-го членика жгутика — 120 мкм, его стебелька —



Cervuatina cambrica (Edw.), ♂: *1* — членик усиков; *2* — коксит и стиль; *3* — стилет эдеагуса; *4* — поля шипиков; *5* — IX тергит и церки.

35 мкм. В базальной половине узелка (рисунок, *1*) расположен круг щетинок, далее — 4 зубчатых венчика (из них 1 полный), дистально — простые и двуветвистые сенсории, длиной до 35 мкм, сенсорные шипики. Последний членик конусовидный, с несколько оттянутой вершиной. Щупики 3- или 4-члениковые (плохо видны на препарате), терминальный членик самый длинный. Глазной мост шириной в 3 фасетки. Длина крыла 1,23 мм. Отношение R_1 и Rs равно 3,4. С далеко заходит за R_5, далее хорошо выражен перерыв в утолщении края крыла. M_{1+2} слабая, однако прослеживается на всем протяжении. Развилок M_{3+4} — Cu остроугольный. M_{3+4} доходит, а Cu не доходит до края крыла. Первый членик лапок приблизительно вдвое длиннее второго, лапки с чешуйками. Коготки сильно изогнуты, эмподий равен половине длины коготков, почти прозрачный на препарате.

Длина кокситов 90 мкм (рисунок, *2*), петля кокситов мощная, посередине вогнутая; вырезка между кокситами широкая, в базальной части треугольная. Латеральные лопасти кокситов длинные, с волосками. Длина стилей 75 мкм; они овальные, апикально расширены, широко закруглены, без зубца. Стилет эдеагуса (рисунок, *3*) полностью склеротизован, дистально раздвоен, его отростки разделяются, каждый на 3 ветви. Корни тегмена узкие, хорошо склеротизованы. Тегмен удлиненно-овальный. Церки крупные. Поля шипиков на лопастях продолговатые (рисунок, *4*). IX тергит крупный, трапециевидный, с глубокой вырезкой на дистальном крае (рисунок, *5*).

Триба Bryomyini, несомненно, образована группой близкородственных родов. Происхождение трибы связано с освоением галлицами щелевидных пространств под корой, среди слоев подстилки, в полостях почвы. Предковые формы достоверно неизвестны, однако можно предположить, что это были формы общие с трибой Micromyini. Наиболее примитивным в трибе следует признать род *Bryomyia* Kieff., поскольку его представители ведут неспециализированный образ жизни и имеют комплекс плезиоморфных признаков.

Мамаев Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых-галлиц. — Л. : Наука, 1968.— 235.

Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. Личинки галлиц.— М. : Наука, 1965.— 277 с.

Edwards F. M. On the British Lestremiinae, with on exotic species (Diptera, Cecidomyiidae) // Proc. R. entomol. Soc. London. Ser. B.— 1938.— 7, N 10.— P. 199—210.

Kleesattel W. Beitrage zu einer Revision der Lestremiinae (Diptera, Cecidomyiidae) unter besoderer Berücksichtigung ihrer Phylogenie.— Stuttgart, 1979.— 257 S.

Yukawa J. A. Revision of the Japanese gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) // Mem. Fac. Agr., Kagoshima Univ.— 1971.— 8, N 1.— 203 P.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 29.03.91

ОГЛЯД НАДРОДОВОЇ СИСТЕМАТИКИ НАДТРИБИ MICROMYIDI (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE) ІЗ ВСТАНОВЛЕННЯМ НОВОЇ ТРИБИ BRYOMYINI. Берест З. Л.— Вестн. зоол., 1993, № 1.— Bryomyini trib. n. встановлена за комплексом личинкових та імагінальних ознак; до нової триби з Peromyini переноситься рід *Skuhraviana* Mam. *Cervuatina* gen. n. встановлено для *Bryomyia cambrica* Edw., переопис якого наводиться.

A. REVIEW OF SUPERGENERIC CLASSIFICATION OF THE SUPERTRIBE MICROMYIDI (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE), WITH ESTABLISHMENT OF A NEW TRIBE BRYOMYINI. Berest Z. I.— Vestn. zool., 1993, N 1.— Bryomyini trib. n. is established after larval and imaginal characters. Genus *Skuhraviana* Mam. is transferred to the new tribe from Peromyini. *Cervuatina* gen. n. is established for *Bryomyia cambrica* Edw. (redescribed).